

DYNAMIQUE FORESTIÈRE SUR 6 HECTARES DE FORÊT DENSE HUMIDE DE GUYANE FRANÇAISE, À PARTIR DE QUELQUES ESPÈCES DE FORÊT PRIMAIRE ET DE CICATRISATION

Gema MAURY-LECHON et Odile PONCY

L.A. 218 du CNRS, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16 rue Buffon, 75005 PARIS.

SUMMARY

The authors propose a general survey of the area of natural primary forest of French Guyana chosen by the Muséum national d'Histoire naturelle: the study has been carried out since 1977 on forest regeneration and its relationship to Vertebrates.

The results of the first inventories on a 6 ha site reveal the main characteristics of the floristic and the demographic structures of this forest.

The autecological work on the natural regeneration was carried out on selected species. The results of the demographic analysis are presented for seven of them: *Carapa procera* DC. (Meliaceae), *Vriola melinonii* (Benoist.) A.C. Smith (Myristicaceae), *Inga huberi* Ducke and *I. rubiginosa* (Rich.) DC. (Mimosaceae), *Goupia glabra* Aubl. (Celastraceae), *Laelia procera* (Poepp. & End.) Eichler (Flacourtiaceae), *Cecropia obtusa* Tréc. (Moraceae).

They represent the first elements of the global analysis of this forest and illustrate the different implantation «strategies» already underlined by several other authors.

The morphology of the fruits, seeds, and seedlings, and the types of germination are related to the species dynamics.

The importance of the part played by Vertebrates, and consequently that of the hunting impact, is shown through the comparison of the results obtained for *Carapa procera* in the protected area and in the hunting zone.

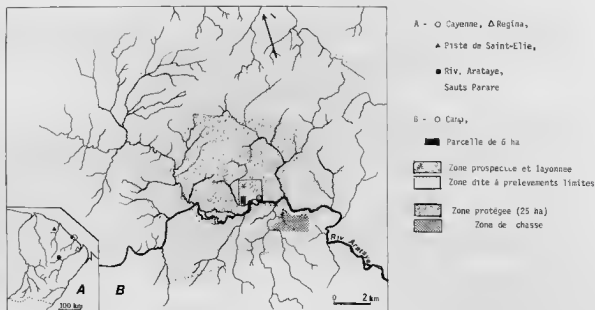
INTRODUCTION

Les travaux pluridisciplinaires du Muséum sur l'écosystème forestier guyanais touchent des sites différents, éloignés géographiquement (Fig. 1A). Décidées en 1976, deux séries d'études parallèles, entreprises en 1977 et se poursuivant à ce jour, concernent d'une part une forêt primaire naturelle située dans une région inhabitée et non chassée, au bord de la rivière Arataye (affluent de l'Approuague) à hauteur des Sauts Pararé (3°45' N, 52°50' W), et d'autre part la forêt de la piste de Saint-Elie (environ 16 km de Sinnamary, 5°15' N, 53° W) dont plusieurs parcelles sont soumises à l'exploitation expérimentale, papetière et agricole (un projet plus ponctuel s'est déroulé en forêt secondaire de l'île de Cayenne, cf. CHARLES-DOMINIQUE *et al.*, 1981).

Ces deux forêts sont de type dense humide et situées dans la même région climatique, caractérisée par une pluviosité voisine de 3000 mm et par l'alternance d'une saison des pluies de huit mois, de décembre à juillet (avec une courte période sèche en février-mars) et d'une saison sèche de quatre mois d'août à novembre (Atlas, 1979) (Fig. 2). Elles se développent sur des sols ferrallitiques typiques remaniés: appauvris et rajeunis, sur socle granitique (roches éruptives et cristallines) pour le secteur Arataye, appauvris et cuirassés, sur schistes Bonidoro (terrains métamorphiques anté-cambriens) pour celui de Saint-Elie.

Pour l'ensemble des travaux en cours, la forêt protégée de l'Arataye constitue un «témoin» qui permettra d'apprécier l'impact des activités humaines dans les forêts habitées ou exploitées. Le présent article ne concerne que la forêt de l'Arataye dont la dynamique est analysée à partir d'exemples précis.

FIG 1—Le site de la forêt de l'Arataye. A, Situation en Guyane française; B, les différentes zones d'étude.



I. — TRAVAIL DE TERRAIN — MÉTHODES

Délimitation des zones et préparation du terrain.

Le site (Fig. 1B) comprend plusieurs zones. Dans la plus centrale, qui est protégée et couvre 2500 ha, une surface de 200 ha a été layonnée sur 18,5 km pour effectuer la reconnaissance et la cartographie des différents biotopes (1977). Une parcelle de haute futaie de 6 ha, physiologiquement homogène, a été choisie pour servir de cadre à l'étude écologique de la régénération forestière et de ses relations avec les vertébrés terrestres.

Les «6 hectares» (Fig. 3)

L'analyse de cette parcelle de 200 × 300 m résulte d'un travail d'équipe qui inclut plusieurs aspects:

- Les mesures météorologiques (température et pluviosité) effectuées en forêt pendant la durée des séjours sur le terrain.

- Les relevés topographiques, et la cartographie du relief de la parcelle¹.

- L'installation d'un réseau de collecteurs (651, disposés selon une maille de 10 m) permettant l'étude qualitative et quantitative de la production en fruits et fleurs au cours des travaux de terrain².

- La cartographie au sol des troncs et grosses branches morts, et celle des zones de chablis³.

¹ à ⁷ Ont participé aux travaux de terrain respectivement: ¹ S. Barrier, G. Dubost, Ch. Erard, J. P. Gasc, M. Guillotin, G. Maury-Lechon (1979-80-81); ² G. Dubost, Ch. Erard, J. P. Gasc, M. Guillotin, G. Maury-Lechon, D. Sabatier (1979-1980); ³ G. Dubost, J. P. Gasc, G. Maury-Lechon (1979-1980); ⁴ O. Poncy, C. Sastre (1978); ⁵ A. Vuillecazes (1979); ⁶ L. Allorge (1981); ⁷ T. Tingo (Boni), M'Bola Grong (Bosch), Louis Norino (Palikour).

— La description de la forêt par l'inventaire des arbres. Tous les individus de diamètre égal ou supérieur à 30 cm ont été numérotés et mesurés en diamètres (à 1,30 m au-dessus du sol) et hauteur; sur 4 ha ils ont été cartographiés (tronc et couronnes)⁴. Pour les diamètres inférieurs, les troncs ont été mesurés et cartographiés à partir de 5 cm sur 1 ha⁵, et de 10 à 30 cm sur 2 ha⁶ (cf. Tabl. III).

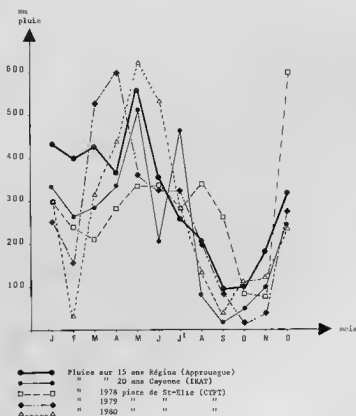
L'identification botanique à l'espèce de chaque arbre fait appel en grande partie à la collaboration d'informateurs locaux⁷. La mise en relation des noms vernaculaires et des binômes scientifiques s'appuie sur les fichiers de l'ORSTOM à Cayenne et du CTFT à Kourou, et sur nos travaux personnels. L'identification des échantillons d'herbier, étant donné l'absence de Flore de Guyane, est effectuée par comparaison avec les collections de l'ORSTOM de Cayenne et du Laboratoire de Phanérogamie du Muséum.

Les dimensions des arbres (25-40 m et plus) et la difficulté d'accès des couronnes expliquent que les récoltes d'échantillons fertiles soient incomplètes. Les prochains travaux de terrain (1983) leur seront exclusivement consacrés.

— L'analyse détaillée de quelques espèces arborescentes bien identifiées a porté sur la totalité des individus présents à partir des graines germées: sur 6 ha pour *Carapa procera* et *Virola melinonii*, sur 4 ha pour *Laeria procera*, *Goupia glabra*, *Cecropia obtusa*, *Spondias mombin*, *Caryocar nuciferum* et *Dicorynia guianensis*⁸, et pour toutes les espèces du genre *Inga*⁹. Dans dix parcelles de 100 m² chacune, toutes les tiges présentes, à partir des germinations, ont été prises en compte en 1979¹¹.

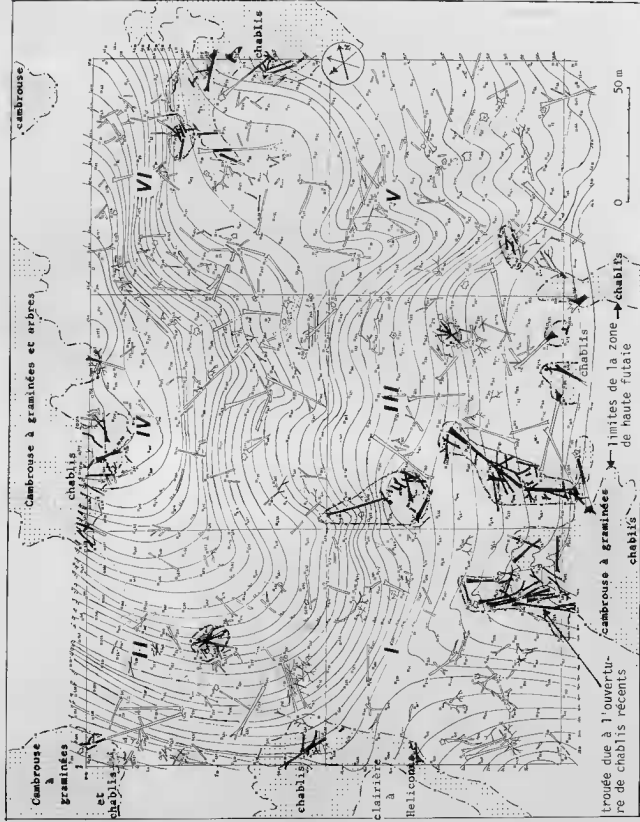
— La connaissance des stades juvéniles exige un travail systématique de récolte de fruits et de graines mûres, de semis directs et de cultures, en forêt et en serre climatisée à Paris¹⁰. L'influence de l'intervention des

FIG 2 — Pluviométrie comparée dans 3 localités guyanaises.



⁸ a ¹¹ Relevés et travaux de: ⁸G. Maury-Lechon (1980); ⁹O. Poncey (1981); ¹⁰G. Maury-Lechon, O. Poncey; ¹¹G. Maury-Lechon (1977, 1979, 1980).

Fig. 3 — Schéma de la parcelle de 6 ha montrant la topographie (courbes de niveau tous les 2 m), le réseau de collecteurs (631), les chablis anciens et récents.



Rose des vents : les vents secs sont de secteur S; les vents de pluie sont de secteur NE pendant la saison des pluies (→); SE hors saison des pluies (→).

vertébrés sur la germination a été évaluée par des semis comparatifs de graines non touchées par les animaux et de semences ayant transité par des caches ou dans les tractus digestifs ¹¹.

II. — DESCRIPTION DU MILIEU

1. — Climat

D'après les données globales (Atlas, 1979), la température annuelle moyenne de 26°C masque des écarts journaliers moyens de 6 à 8°C en saison des pluies, et de 10 à 12°C en saison sèche. En fait, les mesures effectuées au cours des missions montrent que les écarts en pleine forêt peuvent atteindre 16°C, même en saison des pluies. L'humidité relative moyenne annuelle est de 86 %. En saison des pluies, elle atteint souvent 100 %.

Les courbes pluviométriques annuelles de la piste de Saint-Elie (Fig. 2), par comparaison avec les valeurs moyennes sur quinze ans pour Régina (dernière localité sur l'Approuague avant notre zone d'étude) et sur vingt ans pour Cayenne, soulignent l'existence d'une petite saison sèche d'intensité variable en février. La forêt de l'Arataye et celle de la piste de Saint-Elie reçoivent des pluviosités comparables.

2. — Physionomie et topographie

La prospection de 200 hectares de zone protégée a permis de reconnaître différents types physionomiques de la végétation dans la forêt de l'Arataye: haute futaie avec visibilité à 15-20 m, forêt touffue avec visibilité à 5-10 m, forêt lianescente près des chablis, chablis, clairières à *Heliconia*, «cambrouses» à graminées bambusiformes avec ou sans arbres, forêt inondable, marécages sans arbres, formations marécageuses avec ou sans pinots (*Euterpe oleracea*) et pinotières pures.

La parcelle de 6 ha (Fig. 3), bien que choisie dans un secteur de haute futaie, contient quelques zones perturbées par des chablis récents. Son relief accidenté de collines aux pentes raides alternant avec des talwegs laisse peu de place aux replats. Les 6 ha ne comprennent pas de zone inondable. La dénivellation est de 44 m.

3. — Cadre floristique

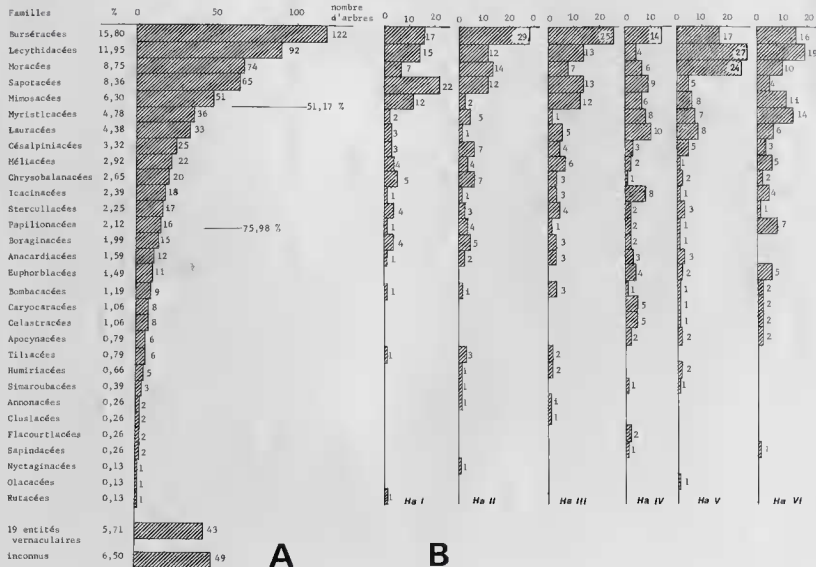
En 1978, 777 arbres de diamètre \geq 30 cm ont été dénombrés sur la parcelle de 6 ha. Ils constituent la trame de l'étude floristique de cette forêt.

a. Analyse floristique par famille (Fig. 4 à 6)

— Globalement sur les 6 ha (Fig. 4A), il apparaît que 52 % des tiges appartiennent aux cinq familles suivantes: Burséracées (5 espèces au moins: *Protium* spp., *Tetragastris* spp.), Lécythidacées (5 espèces au moins: *Eschweilera* spp., *Couratari* spp...), Moracées (8 espèces au moins: *Ficus* spp., *Cecropia* spp., *Brosinum* spp...), Sapotacées (6 espèces au moins: *Pouteria* spp., *Micropholis* spp., *Priurella* spp., *Regala* spp...), Mimosacées (15 espèces au moins: 12 *Inga*, *Newtonia*, *Parkia*, *Stryphnodendron*...). Treize familles regroupent 76 % des arbres. Le reste, 24 %, se répartit dans 17 autres familles représentées chacune par moins de 10 pieds (excepté les Boraginacées: 15, les Anacardiées: 12 et les Euphorbiacées: 11). Etant donné les diamètres considérés, certaines familles pourtant abondantes en sous-bois sont peu ou mal représentées, comme les Myrtacées, les Sapindacées, les Violacées, les Euphorbiacées, les Rubiacées, ainsi que l'ensemble des lianes et des palmiers.

— Comparaison des six parcelles de 1 ha (Fig. 4B): les 13 principales familles sont présentes sur chacune des parcelles, mais en abondance variable. Les 17 autres figurent sur certaines, que l'on peut regrouper grossièrement en deux ensembles:

Fig 4 — Composition floristique par familles de la population d'arbres de $\varnothing \geq 30$ cm.



— Parcelles I-II-III, caractérisées par l'absence de Caryocaracées, de Céléstracées, d'Apocynacées et d'Euphorbiacées d'une part, d'autre part par le très petit nombre de Lauracées, d'Icacinacées et de Moracées. Malgré ces points communs, I se distingue par l'abondance des Sapotacées, II et III par la dominance des Burséracées; mais en II, les Mimosacées sont très peu représentées alors que les Césalpiniacées et Chrysobalanacées sont plus abondantes que dans les autres parcelles; c'est en III qu'on trouve le maximum de Méliacées par hectare.

Cet ensemble correspond à une zone topographique plane, de direction ENE-WSW, allant en diagonale de III vers II à travers I (Fig. 3) et bordée par deux collines, l'une à l'angle sud-est de I, l'autre à l'angle nord-ouest de II. Les vents de la saison des pluies soufflent vers l'ouest-sud-ouest.

— Parcelles IV-V-VI caractérisées par l'absence des Tiliacées, et le faible effectif des Burséracées, Sapotacées et Mimosacées. Mais en V, Lécythidacées et Moracées dominent; en VI, on remarque l'absence des Anacardiacées et Boraginacées et l'abondance des Myricistacées, Papilionacées (*Dicorynia guianensis* n'existe que sur cette parcelle) et des Euphorbiacées; en IV, on trouve le maximum de Lauracées, Caryocaracées, Icacinacées, Céléstracées et les Flacourtiacées.

Cette zone coïncide avec les pentes les plus fortes qui sont grossièrement parallèles aux vents secs soufflant du sud. La ligne de crête de l'hectare V se place perpendiculairement à ces vents, donc dans la direction des vents de la saison des pluies, ainsi que le replat de l'ensemble précédent.

Au niveau du nombre de familles, les hectares IV et V sont les plus riches, avec un effectif de 23, contre 21 en II, 20 en III, 19 en VI et 18 en I (Fig. 4).

b. Analyse spécifique

Les récoltes et identifications sont très incomplètes de sorte qu'il est prématuré de fournir une liste exhaustive d'espèces. Sur la surface de 6 ha, on compte au minimum 141 espèces. Mais si l'on émet l'hypothèse que certains genres mal connus sont aussi diversifiés que l'est par exemple *Inga* (12 espèces sur les 6 ha), il est probable que ce nombre est bien supérieur et pourrait avoisiner 200 espèces.

c. Comparaison avec d'autres secteurs de forêt dense

Il est difficile de comparer les compositions floristiques des différents secteurs de forêt, en raison de la disparité des méthodes utilisées, concernant notamment les surfaces étudiées et le choix des classes de diamètre. Ces disparités soulèvent une fois de plus le problème de l'«aire minimale» et celui du choix du diamètre minimal utile pour l'analyse floristique. Ainsi, en forêt de l'Arataye, les premiers relevés effectués pour les classes de diamètre inférieur à 30 cm, indiquent (Tabl. I) que leur prise en compte favorise certaines familles moyennement importantes dans l'analyse des $\phi > 30$ cm: par exemple les Chrysobalanacées, les Boraginacées, les Méliacées, les Euphorbiacées. Nous présentons cependant (Tabl. II) les résultats obtenus dans différents sites de forêt guyanaise comparés à ceux d'une forêt d'Amazonie brésilienne et d'une forêt asiatique.

Malgré les disparités qui viennent d'être signalées, les classes de diamètre choisies sur les secteurs Arataye (5 à 30 cm et plus) et Saint-Elie (6 à 20 cm et plus) autorisent une comparaison entre ces deux sites: si l'on ne tient pas compte des familles de sous-bois, les résultats diffèrent peu pour les huit familles les plus abondantes.

4. — *Eléments de structure*

a. Aire basale

Sur une parcelle de 1 ha (VIEILLESCEZES, 1979), l'aire basale des tiges de $\phi > 5$ cm est de 38 m². CHARLES-DOMINIQUE *et al.* (1981) l'estiment à 24,7 m²/ha en forêt secondaire de Cabassou. La comparaison avec la forêt de Saint-Elie, plus délicate puisque les résultats sont exprimés pour les tiges de $\phi \geq 6$ cm, suggère cependant que l'aire basale est légèrement supérieure dans ce secteur que dans celui de l'Arataye: 38,2 m²/ha, d'après PUG (1979).

b. Densité

La comparaison des effectifs des arbres de $\phi \geq 30$ cm sur chacune des six parcelles montre que la densité est plus importante lorsque le relief est accidenté (Fig. 7B): les parcelles II, IV et V, qui comptent plus de 130 tiges, correspondent aux zones de plus fortes pentes. En suivant OLDEMAN (1974), on peut en effet admettre que, en forêt sur pente, l'étagement des couronnes entraîne une discontinuité de la voûte où la lumière pénètre mieux que dans la forêt sur terrain plat.

Les relevés des classes de diamètre < 30 cm ont été effectués sur 3 ha, de sorte qu'on peut comparer les chiffres obtenus avec ceux de la forêt de la piste de Saint-Elie, pour les arbres de $\phi > 20$ cm (Tabl. III). Ces données fragmentaires suggèrent que la densité est légèrement supérieure dans le secteur Saint-Elie.

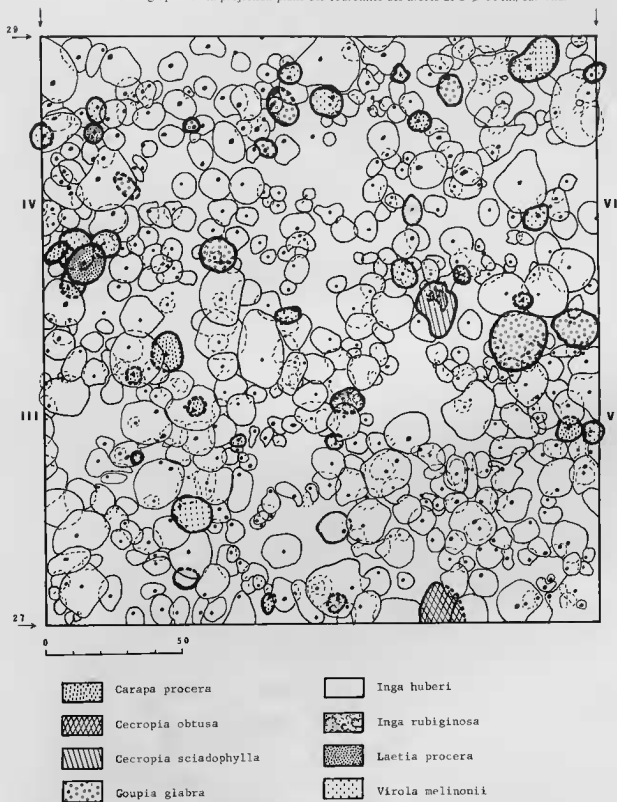
TABLEAU 1.— Importance relative des familles dans les forêts primaires de l'ARATAYE et de STE ELIE et la forêt secondaire de CABASSOU.

Familles par ordre d'importance décroissante sur l'ARATAYE	Importance décroissante des familles (par numéro)				
	ARATAYE		STE ELIE		CABASSOU
	6 ha $\phi > 30$ cm	1 ha (1) $\phi \geq 5$ cm	1 ha (2) $\phi \geq 20$ cm	40 ha (3) $\phi \geq 20$ cm	8,5 ha (4) $\phi \geq 5$ cm
1 Burseracées	1	1	-	6	12
2 Lécythidacées	2	2	1	1	11
3 Moracées	3	9	-	17	-
4 Sapotacées	4	8	7	4	-
5 Mimosacées	5	5	-	9	3
6 Myristicacées	6	14	8	8	1
7 Lauracées	7	15	-	10	7
8 Clusiaceae	8	-	2	2	5
9 Méliacées	9	6	-	14	-
10 Chrysobalanacées	10	2	4	3	4
11 Icacinacées	11	-	-	12	-
12 Sterculiacées	12	10	-	18	-
13 Papilionacées	13	-	-	13	-
14 Eupragiacées	14	4	-	-	9
15 Euphorbiacées	15	-	3	15	-
16 Anacardiaceae	16	-	-	-	-
17 Bombacacées	17	-	-	16	-
18 Caryocaracées	18	-	-	-	-
19 Celastracées	18	-	-	-	-
20 Apocynacées	20	-	-	7	13
21 Tiliacées	20	-	-	-	-
22 Humiriacées	22	-	-	-	-
23 Simaroubacées	23	-	-	-	14
24 Annonacées	24	11	5	-	8
25 Clusiaceae	24	-	6	5	-
26 Flacourtiacées	24	-	-	-	6
27 Sapindacées	24	13	-	-	2
28 Verrucariacées	28	-	-	-	-
29 Olacacées	28	-	-	-	-
30 Rutacées	28	-	-	-	-
Myrtacées	-	7	-	-	-
Elaéacées	-	12	-	-	-
Mélastomacées	-	-	-	11	-
Araliacées	-	-	-	-	15

	5	6	4	3	5

familles : familles : familles : familles : familles					
= 51 % : 4 51 % : = 54 % : = 60 % : = 52 %					
13 fam. : 13 fam. : 8 fam. : 6 fam. : 10 fam.					
= 76 % : 2 78 % : = 76 % : = 75 % : = 78 %					
30 fam. : : 45 fam. : : : :					
$\phi > 30$ cm : : $\phi \geq 20$ cm : : : :					

(1) VIEILLEGAZES, 1979 ; (2) PUIG, 1979 ; (3) LESCOPE, 1981 ; (4) CHARLES-DOMINIQUE et al., 1981.

FIG 5—Cartographie de la projection plane des couronnes des arbres de $\phi > 30$ cm, sur 4 ha.

c. Répartition des classes de diamètre, pour les arbres de $\varnothing > 30$ cm

La figure 7 montre qu'un tiers seulement de ces arbres dépasse 50 cm de diamètre. Quant aux tiges atteignant ou dépassant 100 cm, elles sont au nombre de 18. Il y a donc peu de très gros arbres, qui appartiennent à un petit nombre de familles: les seules Sapotacées en comptent 8, les Moracées 3, les Burséracées, Caryocaracées, Lécythidacées, Méliacées, Mimosacées, Papilionacées, respectivement 1 chacune. Il y a 1 indéterminé. La structure pour les 5 familles principales est présentée par la figure 6.

Contrairement à la totalité des $\varnothing > 30$ cm, les plus gros arbres sont situés préférentiellement sur les parcelles les moins accidentées (8 sur I, 3 sur VI) alors qu'on n'en trouve qu'un sur IV, très pentue. Ceci s'explique aisément par la difficulté pour un très gros arbre de se maintenir en forte pente.

d. Structure d'une parcelle de 1 ha (Ha I)

Les relevés effectués à partir de la classe de diamètre 5 cm (VIEILLESCAZES, 1979) mettent en évidence l'importance d'une telle étude structurale; cette parcelle présente, par rapport aux 5 autres, le plus faible effectif d'arbres de $\varnothing > 30$ cm (116, voir Fig. 7B). Par contre, les 3/4 des tiges ont un diamètre $\varnothing < 15$ cm, ce qui est le signe d'une régénération active.

En plus de la présence de pentes (voir § b), la proximité de chablis et de cambrousés favorise l'éclaircissement sur cette parcelle: en 1979 en effet, 15 zones de chablis avaient été dénombrées; deux nouveaux chablis se sont ouverts en 1979 et 1980 dans la parcelle voisine (III): le plus récent, important, correspond à la chute de quatre arbres, et le précédent à trois (Fig. 3).

III. — ANALYSE DE LA RÉGÉNÉRATION SUR LA PARCELLE DE SIX HECTARES

La dynamique de 7 espèces arborescentes a été abordée à partir de relevés complets de tous les individus depuis la graine germée jusqu'aux arbres les plus âgés. Les espèces choisies diffèrent par leur type de fruit et par leur biologie. L'étude démographique de *Carapa procera* a été menée au cours de deux séjours à 18 mois

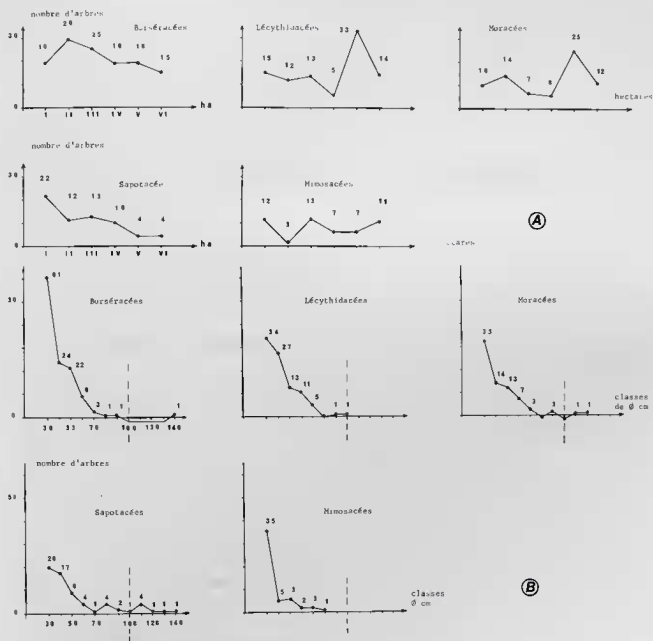
TABLEAU II. — Richesse spécifique comparée des forêts primaires et secondaires de Guyane française, du Brésil et de Malaisie.

Lieu	nombre espèces *	$\varnothing > 30$ cm	surface inventoriées ha.	A : arbres ; arbustes ; lianes	auteurs
Guyane française :					
Calée					
Arataye	141	30	6	A	équipe Polg., 1979
Ste Elie	145	6	1	A	Lescur, CTFT, 1981
" "	161	20	41	A	Mauzy-Lechon, 1982
" "					
" "	162	0,1	0,0048	A.a.l.	Mauzy-Lechon, 1982
Arboce (3,5 ans)	110	1	0,012	A.a.l.	Mauzy-Lechon, 1982
Cubassou (80 ans)	127	5	8,5	A.a.l.	Hladik, Prévost, 1981
Brazil :					
Nata teste-nunha	179	15	1	A	France et al., 1976
" "	235	5	1	A.a.l.	
Malaisie :					
Jungka forest	400	28	20	A	Poore, 1968

* : nombres non exhaustifs, inventaires encore en cours en Guyane.

** : L. Allorge, G. Mauzy-Lechon, O. Poncy, D. Sabatier, Cl. Sastre, A. Vieillescazes.

FIG 6— Répartition des 5 principales familles, A, sur chaque parcelle de 1 ha, toutes les classes de ϕ 30 cm groupées; B, globalement sur les 6 ha, par classe de diamètre.



d'intervalle (mars-juin 1979, septembre-décembre 1980) et porte sur l'ensemble des six hectares, tandis que celle des six autres espèces comprend une seule série de relevés (octobre-décembre 1980; *Virella melinonii*, *Goupia glabra*, *Laetia procera*, *Cecropia obtusa*; février-mars 1981: *Inga huberi*, *I. rubiginosa*) et ne concerne que quatre hectares pour les cinq dernières espèces.

TABEAU III. — Densités comparées à l'hectare, en forêt primaire de l'ARATAYE et STE ELIE.

Diamètres cm	ARATAYE		STE ELIE	
	$\varnothing \geq 5$	$\varnothing \geq 6$	$\varnothing \geq 10$	$\varnothing \geq 20$
hectare I	1138	925	615	212
" II	-	-	-	-
" III	-	-	-	-
" IV	-	-	580	199
" V	-	-	-	-
" VI	-	-	345	172
(1)	-	-	-	-
STE ELIE	-	1130	622	255
(2)	-	-	-	217

(1) Relevé de Puig sur 4 parcelles disjointes de 2500 m² chacune (H. PUIG, 1979).

(2) Relevés C.T.F.T. sur 41 ha (J.P. LESCURE, 1981).

I. — *Carapa procera* DC., Meliaceae (Fig. 8A, 9A, 10A; Tabl. IV)

En avril 1979, ont fructifié 13 des 101 arbres de $\varnothing > 30$ cm de cette espèce; ils étaient répartis sur chacune des six parcelles de 1 ha (Fig. 9A).

TABEAU IV. — Structure de la population de *Carapa procera*.

classes diamètre \varnothing cm	nombre d'arbres par hectare						total sur	
	I	II	III	IV	V	VI	4 ha III → VI	6 ha
< 1	62	101	173	50	79	44	348	511
1	7	4	2	1	3	1	7	18
2	7	6	3	1 ₁	1	2	7	20
3	-	4	2	-	1	-	3	7
4	2	4	1	1	1	1	4	10
5-9	12	6	6	6	11	6	29	47
Total 1< \varnothing <10	28	24	14	9	17	10	50	102
10	5	10	11	4	16	15	46	61
20	1	1	3	2	8	4	19	21
30	2	2	3	-	1	3	7	11
40	2	2	1	2	-	-	3	7
50	-	-	1	-	-	-	1	1
60 et +	-	-	-	-	-	-	-	-
Total $\varnothing > 30$	4	4	5	2	1	3	11	19
Total $\varnothing > 10$	10	15	21	8	25	22	76	101
Total cous \varnothing	100	140	210	67	121	76	474	714

Le fruit «moyen» du *Carapa* (Fig. 8A) est grossièrement sphérique (9×8 cm), pèse 334 grammes et contient (8) 10 (15) graines d'environ 3×3 cm et de 20 grammes chacune. Les mensurations ont porté sur 100 fruits et 200 graines.

Les fruits mûrs éclatent au sol en tombant; les graines sont donc libérées juste sous la couronne, ou parfois entraînées sur quelques mètres en aval si la pente est forte. Pourtant, les germinations résultant de la fructification de 1979 recensées en 1979 et 1980, sont réparties sur l'ensemble des 6 ha jusqu'à une cinquantaine de mètres des porte-graines. La dispersion est donc du type zoochore.

Une évaluation de la production de fruits au sol a été faite sous 2 arbres choisis hors de la zone protégée, dans un secteur où la chasse a été pratiquée 3 mois en 1977 (10 personnes) et 4 mois en 1979 (9 personnes). Les mesures ont été poursuivies pendant deux mois et demi, c'est-à-dire depuis la pleine fructification jusqu'à l'épuisement des fruits. Les fructificateurs avaient des couronnes de surfaces très différentes, estimées à 168 m^2 pour l'arbre A, et à 28 m^2 pour l'arbre B.

Sur 10 *Carapa procera* observés dans les ha III-IV, 2 ont des couronnes du type A, 3 du type B et 5 de type intermédiaire. L'arbre A a produit 130 fruits pesant en tout 43,420 kg dont 27,300 kg de graines, soit en moyenne 8 graines (et 0,77 fruit) au mètre carré, tandis que B a donné 12 fruits, donc en moyenne 4 graines (ou 0,42 fruit) au mètre carré.

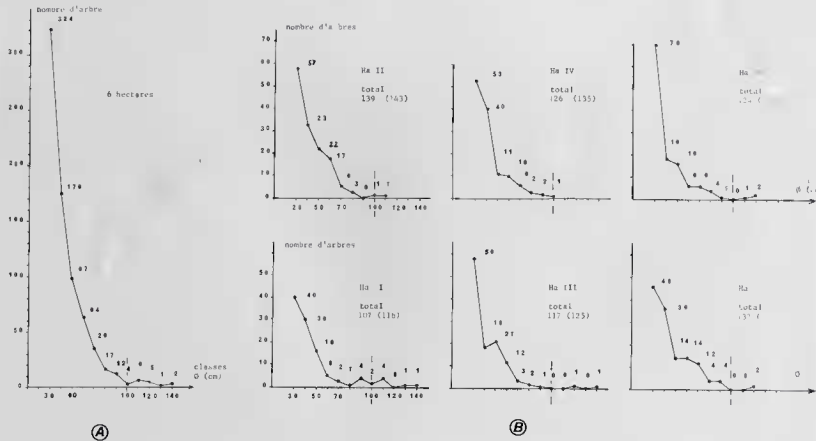
Sur les 130 fruits, c'est-à-dire sur environ 1300 graines de l'arbre A, il restait fin mai 1979, 30 plantules dont 12 seulement possédaient encore leur graine entière; les autres avaient été consommés (ou prélevés) après la germination. Donc, pour cet arbre situé en zone de chasse, 2,3 % des graines ont germé (et les plantules ont survécu) sous l'arbre mère et 0,92 % seulement ont conservé leur graine intacte après germination.

Sur les six hectares (zone protégée), en extrapolant et en traitant les arbres par catégories comparables à A, B et A-B, on peut estimer qu'environ 4000 graines sont parvenues au sol et que 92 pourraient avoir germé et survécu sous les arbres porte-graines. En fait, vingt mois plus tard, 142 plantules proviennent de la fructification de 1979 et sont réparties sur l'ensemble des six hectares. Ces résultats confirment l'intervention prépondérante des caches des rongeurs, principaux prédateurs de cette espèce. En effet, tandis que sur la zone chassée les fruits séjournent et s'accumulent parfois sous l'arbre fructificateur, en zone protégée sur les six hectares étudiés aucune graine de *Carapa* ne restait plus de 24 heures au sol. Dans la majorité des cas elles disparaissent en quelques heures, le bruit sourd de la chute des fruits ayant alerté les prédateurs (étude des rongeurs en cours: G. Dubost). Toute plantule située hors de la projection de la couronne de l'arbre-mère, ou à plus de 1-2 m de celle-ci, a été transportée par un vertébré. Il y a donc bien zoochorie.

L'exemple de la répartition du *Carapa procera* (Fig. 9A) sur les 6 ha démontre l'action fondamentale des vertébrés terrestres sur la physionomie des forêts guyanaises pour les espèces à graines du type *Carapa*, qu'on qualifiera de «type rongeur»: grosses, à téguments secs et durs, de couleur terne (ici marron), sans odeur notable pour l'homme, libérées au sol (par un fruit terne aussi), sans dispositif de dispersion, chargées de réserves, à germination cryptocotylaire (cotylédons protégés) et pouvant être soustraites à la plantule munie de feuilles assimilatrices sans en provoquer le dépérissement. En outre, ces grosses semences du type fortement hydraté (très fréquent chez les arbres des forêts denses) lorsqu'elles restent à la surface du sol sans être prélevées par les animaux, vont soit germer si l'humidité est suffisante, soit se dessécher rapidement et perdre leur pouvoir germinatif. Placées dans le sol, elles peuvent au contraire attendre quelque temps les conditions favorables pour germer sans perdre leur viabilité, comme en témoignent nos semis expérimentaux et l'apparition des germinations naturelles à partir de graines enfouies par les rongeurs sur les six hectares (trois plantules ont même germé et développé 3-4 feuilles dans le creux d'une base de tronc mort à 2 m du sol, probablement apportées là par quelque écureuil).

La population des *Carapa procera* comprend 714 individus de tous diamètres depuis la germination. Elle se répartit de manière équilibrée dans les différentes classes de diamètre (Tabl. IV) et l'ensemble des six hectares. Parmi les 511 individus juvéniles ($\sigma < 1$ cm), on compte au moins 142 plantules provenant de la fructification de 1979 et 57 de celle de 1980 (germinations encore en cours). Donc, 199 ont plus de 18 mois. La répartition

Fig 7—Structure du peuplement d'arbres de $\varnothing > 30$ cm, sur la surface de 6 ha (A) et par hectare (B).



des classes de diamètre est détaillée sur le tableau IV et la figure 10A.

En 1980, la population des *Carapa* traduit comparativement un taux de survie de 20 % lorsque depuis les stades juvéniles ($\sigma < 1$ cm, 511 tiges) on passe, soit aux stades compris entre 1 et 9 cm de diamètre (102 tiges), soit aux stades plus âgés à partir de 10 cm (101 tiges). Le détail de ces deux périodes fait apparaître 11 % (55 tiges) de survivants entre les classes $\sigma > 1$ cm d'une part et 1-4 cm d'autre part, puis 85 % (47 tiges) de ces dernières atteignent la classe 5-9 cm. A partir des 102 jeunes de la classe 1-9 cm, les passages respectifs de l'une à l'autre des classes de 10 cm supérieures correspondent aux proportions suivantes d'arbres qui poursuivent leur développement: 60 % (61 tiges) de 1 à 10 cm, 34 % (21 tiges) de 10 à 20 cm, 52 % (11 tiges) de 20 à 30 cm, 64 % (7 tiges) de 30 à 40 cm, 14 % (1 tige) de 40 à 50 cm.

Les déficits les plus forts (Tabl. IV) se situent dans la classe de diamètre 3 cm tandis que la classe 10 cm renferme le plus grand nombre de tiges (excepté la classe $\sigma < 1$ cm).

La famille des Méliacées par ses arbres de diamètre $\sigma > 30$ cm prédominait sur l'hectare III et était bien représentée en VI, I et II. *Carapa procera* pour ces mêmes diamètres se conforme à ce schéma. La régénération la plus intense aux stades juvéniles ($\sigma < 1$ cm et 1-5 cm) se localise actuellement sur les hectares III, II, I et V (Tabl. IV). Sur les zones les plus escarpées des hectares VI et IV surtout, la population de *Carapa* se reproduit mal ($\sigma < 5$ cm: 4 et 3 tiges respectivement) mais une fois implantés, les jeunes survivent bien ($5 < \sigma < 10$ cm: 6 tiges chacun; $10 < \sigma < 20$ cm: 19 et 6 tiges; $\sigma > 30$ cm: 2 et 3 tiges). Les hectares V et VI se distinguent par leur nombre élevé d'arbres de 10 et 20 cm de diamètre (24 et 19 respectivement) en opposition avec les faibles effectifs des classes de diamètres inférieurs. Deux hypothèses sont possibles: ou bien les plantules de cette zone survivent en plus grand nombre, ou bien la régénération actuelle est très inférieure à ce qu'elle a été dans le passé.

2. — *Virola melinonii* (R. Ben.) A.C. Smith, Myristicaceae (Fig. 8B, 9B, 10B; Tabl. V)

Fin mars 1979, l'observation de monceaux de coques vides encore en bon état témoigne de l'importance de la dernière fructification qui ne provenait pourtant que de 3 des 51 arbres ($\sigma > 10$ cm) que comptent les 6 ha, plus un quatrième limitrophe sur l'angle SE de la parcelle I, qui a partiellement ensemencé cette parcelle.

Cette espèce a fructifié à nouveau en octobre-décembre 1980.

Les fruits de *Virola melinonii*^{12,13} (Fig. 8B) mesuraient environ 3×4 cm, et contenaient chacun une graine unique, arillée, de $1,5 \times 2,5$ cm environ. A maturité sur l'arbre, ils s'ouvrent en deux valves, exposant un ensemble de couleurs vives: valves vert vif à l'extérieur, jaune pâle à orange clair à l'intérieur; la graine brillante est enveloppée d'un arille lacinié rouge vif. En forêt de l'Arataye, rares sont les graines qui parviennent intactes au sol.

Il n'y a aucune commune mesure entre les surfaces de sol couvertes par ces valves et celles des *Carapa*. Les coques des semenciers des hectares II et III jonchaient le sol respectivement sur 300 et 200 m². La pente favorise cet étalement mais les prédateurs restent la principale cause de la dispersion. Etant donné ses couleurs et son arille, la fructification du *Virola melinonii* attire en premier lieu tous les vertébrés de la voûte (primates et oiseaux surtout, comme en attestent les contenus stomacaux) qui utilisent les substances nutritives de l'arille. Cependant la graine dure, remplie de réserves (type noix de muscade), est également consommée au sol après avoir perdu l'arille, intéressant alors des rongeurs. La graine intacte pourrait être qualifiée du «type gros primates-oiseaux» tandis que, démunie de l'arille, elle acquiert le «type rongeur». Sa germination est cryptocotylaire (Fig. 9B). Comme pour le *Carapa*, c'est la germination qui révèle l'existence préalable d'une graine en terre car en surface leur présence est exceptionnelle sur les six hectares.

La population des *Virola melinonii* comprend 462 (Fig. 8B) individus de tous diamètres à partir de la graine germée. Elle est bien équilibrée (Tabl. V) dans toutes les classes sur les hectares II, IV, V et VI, c'est-à-dire sur les zones les plus pentues. C'est paradoxalement sur les parcelles qui portent le plus grand nombre de plantules que la régénération est la plus déficiente pour les classes de diamètre de 1 à 20 cm.

¹² L'étude détaillée de la fructification de cette espèce par D. Sabatier est en cours.

¹³ Howe *et al.* (1980, 1981) obtiennent sur *Virola surinamensis*, à Panama, des résultats proches de ceux qui sont exposés ici.

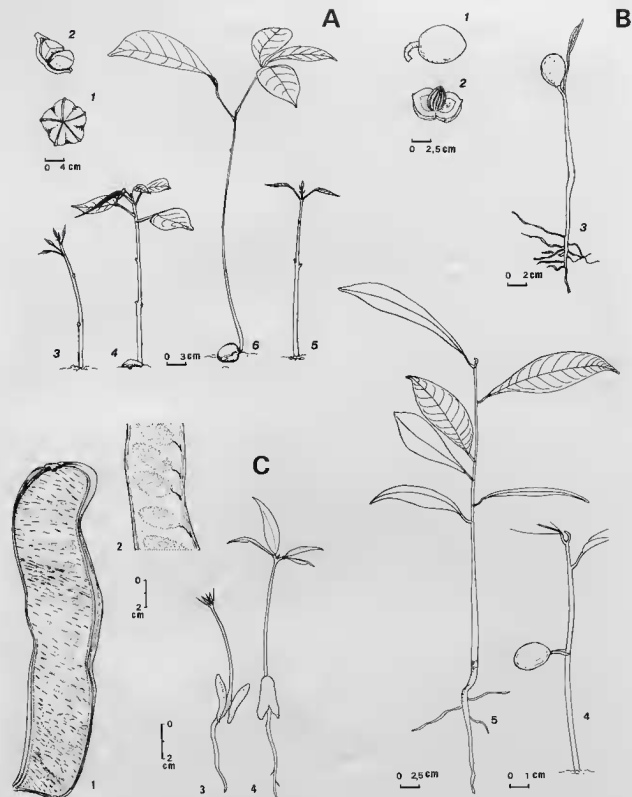
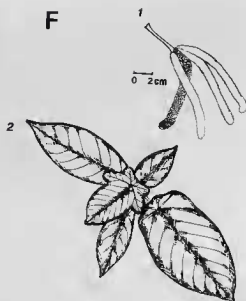
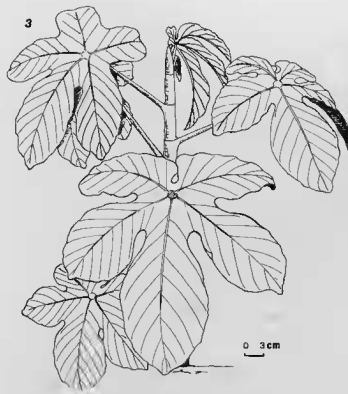


FIG 8 — Morphologie de la graine, de la plante.

A: *Carapa procera*. 1: fruit entier (le nombre de valves varie de 4 à 5 pour un même arbre); 2: valve isolée avec 2 graines; 3 à 6: développement plantulaire; les 2-3 premiers nœuds portent des cataphylles; les deux premières souvent subopposées puis la phyllotaxie devient spiralee (sauf exception; A 5). Limbes foliaires entiers pour les 5-6 premières feuilles, puis composées à 3 folioles, puis 5-7-9... foliolées. Les petioles deviennent genculés à la base du limbe et épaissis contre la tige; A 6 (plantule âgée de 18 mois). Graines enfouies dans le sol pour les plantules A 3 à 5.

B: *Virola melinonii*. 1: fruit entier mûr; 2: graine mûre avec l'arille lacinié dans le fruit ouvert; 3 à 5: développement plantulaire; 3: plantule âgée de 5 jours, base de l'hypocotyle renflée; 5: plantule âgée de 18 mois, les cotylédons cryptocotylaires sont tombés.



C: *Inga huberi*. 1: vue externe de la gousse; 2: vue interne d'une valve montrant les graines; 3: plantule de 3 jours, cotylédons vus de profil; 4: plantule de 6 jours, à 2 feuilles bifoliolées opposées; 1 cotylédon vu de face.

D: *Goupia glabra*. Fruits mûrs et plantule âgée de 18 mois (5 rameaux axillaires) du chablis 1979 (hectare III).

E: *Laetia procera*. 1: fruit mûr, sépales persistants à la base de l'ovaire, et fruit immature; 2: péricarpe s'ouvrant en 3 valves; 3: endocarpe pulpeux contenant les graines (4); 5: très petit fruit montrant la position de l'endocarpe sur les valves ouvertes à maturité; 6: plantule âgée de 18 mois (3 rameaux axillaires) du chablis 1979 (hectare III).

F: *Cecropia obtusa*. 1: infrutescence mûre (détail des ovaires sur un seul «doigt»), 2-3: développement plantulaire; 2: feuilles primordiales entières, devenant lobées avant d'acquérir le type pelté; 3: plantule âgée de 7 mois.

TABLEAU V. — Structure de la population de *Virola melanoni*.

classes diamètre cm	nombre d'arbres par hectare						Total sur	
	I	II	III	IV	V	VI	4 ha III → V	6 ha
< 1	80	40	106	44	83	12	245	365
1	4	1	—	3	4	—	8	13
2	2	1	—	—	2	—	3	6
3	—	1	—	1	—	—	1	1
4	—	1	—	3	2	—	6	7
5-9	4	3	—	8	2	—	12	19
Total 10 < 10	10	7	—	15	7	8	30	47
10	1	2	4	4	5	6	19	22
20	—	2	1	2	2	3	8	10
30	—	—	1	1	1	4	6	7
40	—	1	—	2	1	1	4	5
50	1	1	—	1	—	—	1	4
60	—	2	—	—	—	—	—	2
70	—	—	—	1	—	—	1	1
80 et +	—	—	—	—	—	—	—	—
Total Ø ≥ 30	1	4	1	5	2	6	12	19
Total Ø ≥ 10	2	8	6	11	9	15	39	51
Total tous Ø	92	55	112	70	90	35	314	462

En fait sur les 365 plantules, 200 proviennent des germinations de 1979 et 93 de celles de 1980, donc 72 seulement ont plus de 18 mois (20 %). L'abondance des stades juvéniles (Fig. 9B) s'expliquerait ainsi par la proximité du semencier d'une part (cas de l'hectare I) et d'autre part par la grande fréquentation de certains hectares (III surtout, V et I en partie) par les primates et oiseaux qui parcourent les six hectares. Ces zones de germinations intenses subissent probablement une très forte mortalité des plantules étant donné leur déficit en tiges à partir de 1 cm (Tabl. V), en particulier sur l'hectare I (toutes classes de diamètre). *Virola melanoni* sur la zone étudiée se développe en terrain bien drainé (pentes fortes) dans les parties de «forêt de pente» à luminosité plus intense et sous-bois plus dégagé que dans les replats. Sa localisation est donc presque en opposition avec celle des *Carapa procera* qui peuvent supporter une inondation temporaire (en d'autres zones) et des éclaircissements plus réduits. La partie la plus élevée (replat en hauteur et sommet des pentes) des hectares II, IV et VI, qui présente la plus grande proportion de tiges à partir de 10 cm de diamètre, reste cependant la plus démunie en très jeunes stades ($\delta < 5$ cm et $\delta < 1$ cm).

En 1980, la population de *Virola melanoni* des six hectares suggère une survie de 13 % des plantules après la classe $\delta < 1$ cm (365 tiges) jusqu'aux diamètres compris entre 1 et 10 cm (46 plantules) et de 14 % jusqu'aux diamètres $\delta \geq 10$ cm (51 tiges). Aux stades juvéniles, le passage de la classe $\delta < 1$ cm à la classe 1-4 cm correspond en fait à la persistance de 27 jeunes, soit 7 % seulement, contre 70 % (19 tiges) de cette dernière à la classe 5-9 cm. Partant des 46 jeunes de la classe 1-9 cm, les 22 tiges de la classe 10 cm représentent une survie de 48 %. Au delà de 10 cm, les proportions d'arbres qui passent d'une classe à l'autre sont de 45 % (10 tiges) de 10 à 20 cm, 70 % (7 tiges) de 20 à 30 cm, 71 % (5 tiges) de 30 à 40 cm, 80 % (4 tiges) de 40 à 50 cm, 50 % (2 tiges) de 50 à 60 cm et 50 % (1 tige) de 60 à 70 cm.

Ici encore, la classe de diamètre 3 cm (1 tige) reste fortement sous-représentée tandis que la classe 10 cm inclut les effectifs les plus élevés (22 tiges), la classe $\delta < 1$ cm n'étant pas prise en compte.

La famille des Myristicacées avec les deux espèces *Virola melanoni* et *Iryanthera sagoitana*, développe un

maximum d'arbres de diamètres $\phi > 30$ cm sur les hectares VI surtout et IV, et elle est bien représentée en V. L'ensemble des tiges de *Virola melinonii* à partir de 10 cm, se conforme très exactement à cette répartition (Tabl. V), l'hectare I portant un minimum de 2 arbres.

TABLEAU VI.—Structure de la population de *Inga huberi* et *Inga rubiginosa*.

classes diamètres cm	nombre d'arbres par hectare						Total sur	
	I	II	III	IV	V	VI	4 ha III → VI	6 ha
<i>Inga huberi</i>								
< 1			170	70	129	169	528	-
1			4	3	6	8	21	-
2			5	1	7	3	16	-
3			3	3	2	1	9	-
4			1	1	2	2	6	-
5-9			4	-	3	3	10	-
Total 1-9<10			17	8	20	17	62	-
10			2	1	-	-	3	-
20			-	-	-	-	-	-
30		1	2	-	1	1	4	-
40			-	-	-	-	-	-
Total $\phi > 10$			4	1	1	1	7	5
Total tous ϕ			195	80	151	188	604	-
<i>Inga rubiginosa</i>								
< 1			14	10	23	26	73	-
1			-	3	-	-	3	-
2			-	1	1	1	3	-
3			-	2	3	1	6	-
4			-	1	-	3	4	-
5-9			-	-	-	-	-	-
Total 1-9<10			-	7	4	5	16	-
10			-	-	-	-	-	-
20			-	-	-	-	-	-
30			1	-	1	-	2	2
40			-	-	-	-	-	-
Total $\phi > 10$			1	-	1	-	1	2
Total tous ϕ			15	17	28	31	91	-

3.— *Inga huberi* Ducke, Mimosaceae (Fig. 8C, 9C, 10C; Tabl. VI)

Les relevés démographiques des *Inga* ont été effectués sur 4 parcelles, en février 81. En ce qui concerne *I. huberi*, la présence de nombreuses très jeunes plantules encore munies de leurs cotylédons, ainsi que celle de gousses au sol, atteste que 3 des 4 arbres de $\phi > 30$ cm que comptent les 6 hectares avaient fructifié environ 1 ou 2 mois avant.

Cette espèce n'avait pas jusqu'ici été signalée en Guyane française et son fruit était inconnu: c'est une gousse de 15 à 25 cm de long et 3,5-5 cm de large, aplatie, à valves glabres, vert brunâtre à maturité, caractérisées par des stries très irrégulières et très obliques; les graines font saillie; comme chez tous les *Inga*, le

fruit est indéhiscents; le péricarpe fibreux et résistant est ouvert par les vertébrés arboricoles qui recherchent les graines volumineuses (2-3 cm \times 1-1,5 cm). Leur tégument blanc, pulpeux, qui simule un arille, est la partie comestible du fruit, très sucrée. Lorsque la graine est mûre, cette pulpe recouvre sans y adhérer les cotylédons charnus, blanchâtres.

Au sol en forêt, on ne trouve au pied de l'arbre porteur que des gousses vides ou contenant des graines parasitées. Le rôle des animaux frugivores, du moins ceux qui ne détruisent pas l'embryon, est important pour la dispersion des semences: ils recrachent (ou avalent et libèrent dans leurs excréments) la diaspore qui est l'embryon complètement nu ou recouvert de la fine membrane interne du tégument. Les semences ont une très faible viabilité et sont incapables de résister à de mauvaises conditions, et en particulier à la déshydratation. Elles germent immédiatement, à l'ombre du sous-bois. Toutes les germinations d'*Inga* connues (PONCY, 1981 et 1984) sont de type «semi-hypogée» (NG, 1978): les cotylédons charnus restent au niveau du sol, mais sont complètement libérés du tégument.

L'analyse de la structure du peuplement (Tabl. VI) de cette espèce met en évidence la dominance écrasante des petits plants ($\phi < 1$ cm): une bonne partie (près du tiers) d'entre eux sont des plantules issues de la récente fructification; les autres sont généralement des plants de hauteur < 1 m, non ramifiés, portant un nombre variable d'entrenœuds courts. Cette abondance contraste avec la chute brutale des effectifs à partir de la classe 1 cm. Cependant la courbe de répartition correspond, au moins jusqu'à la classe 9, à celle d'une essence d'ombre (ROLLET, 1974) à pente très forte (Fig. 10C).

Ceci indique que la poursuite du développement est fortement ralentie à partir de ce stade sous le couvert forestier, les plants qui se développent étant ceux qui bénéficient des meilleures conditions locales à la faveur de trouées dans la voûte.

C'est aux alentours des arbres adultes que la plus forte concentration des jeunes plantules a été observée, notamment sur les parcelles III et V (Fig. 9C); sur la parcelle IV, qui ne contient pas d'individus de $\phi > 10$ cm, on compte un nombre de stades juvéniles nettement inférieur à celui des trois autres (Fig. 9C et 10C); ceci suggère que la dispersion s'effectue sur de faibles distances, et donc peut-être que les animaux consommateurs de la pulpe recrachent les cotylédons plus qu'ils ne les avalent. Mais une estimation correcte des distances de dispersion exige une analyse détaillée.

4. — *Inga rubiginosa* (Rich.) DC., Mimosaceae (Fig. 9D, 10D; Tabl. VI)

Nous n'avons pas observé sur le terrain la fructification des arbres de cette espèce dont les gousses, de structure comparable à celle de *I. huberi*, ont un péricarpe extérieurement recouvert d'une pilosité dense de couleur brun-roux, de dimensions 15-25 \times 2-3 cm. Les graines ont la même morphologie que celles de *I. huberi*.

La structure du peuplement par classes de diamètre met en évidence une absence totale de tiges de $\phi > 5$ cm, hormis deux arbres adultes de $\phi > 30$ cm. Comme pour *I. huberi*, la germination sciaphile permet aux jeunes plants de s'établir en sous-bois. Toutes les tiges de $\phi < 3$ cm sont monocaules et présentent, malgré leur petite taille, des signes de plantes âgées dont la croissance est extrêmement lente: tiges souvent traumatisées, tortueuses, entrenœuds très courts (souvent < 1 cm). La majorité des tiges de $\phi > 3$ cm sont des arbustes ramifiés, situés aux abords des zones perturbées des parcelles III et IV. Le développement des jeunes *I. rubiginosa* semble exiger un éclaircissement beaucoup plus intense que celui de *I. huberi*. Il peut se poursuivre seulement si une trouée s'ouvre dans la voûte, permettant au jeune plant de recevoir un rayonnement direct. Des individus vigoureux de cette espèce ont d'ailleurs été observés à plusieurs reprises dans les chablis voisins de la zone d'étude.

Plusieurs autres espèces d'*Inga* ont une dynamique de ce type: brusquement placés en pleine lumière par l'ouverture d'un chablis, ils peuvent se développer avec une vigueur comparable à celle des pionniers véritables (PONCY, 1981; LESCURE, 1979). Les données manquent pour apprécier la longévité des petits plants bloqués au stade juvénile, et leurs chances de survie.

5. — *Goupia glabra* Aubl., Celastraceae (Fig. 8D, 9E, 10E; Tabl. VII)

En novembre 1980, les goupis fructifiaient en forêt de l'Arataye, mais les seules traces au sol de cette fructification étaient de minuscules et rares rameaux en fruits projetés par les pluies d'orage. Sous les deux gros arbres de cette espèce situés à la limite des hectares V et VI, par exemple, les surfaces de sol portant des fruits s'avéraient trop imprécises.

Le goupis produit de petites baies (Fig. 8D) rouge vif virant au noir à maturité, de 4 à 5 mm de diamètre, portant chacune en moyenne (2) 5 (10) graines d'environ 2×1 mm (mesures effectuées sur 30 fruits et 153 graines). Singes et oiseaux les consomment au fur et à mesure de leur maturation. Le fruit entier joue ici le même rôle attractif pour les vertébrés de la voûte que la graine chez *Virola melanonii*, mais par ses dimensions inférieures, il concerne des animaux plus petits. Les graines de couleur claire ont une germination de type phanérocotylaire.

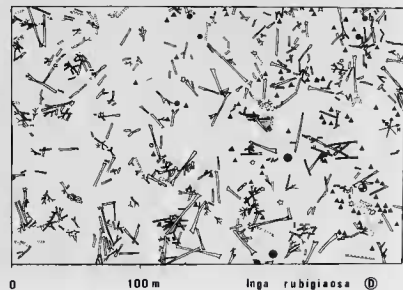
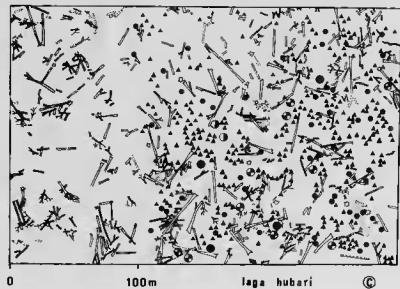
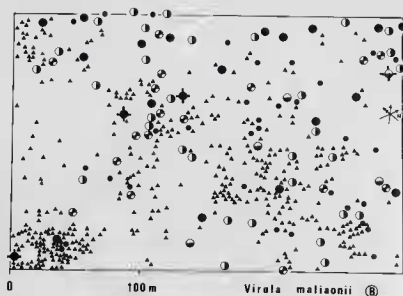
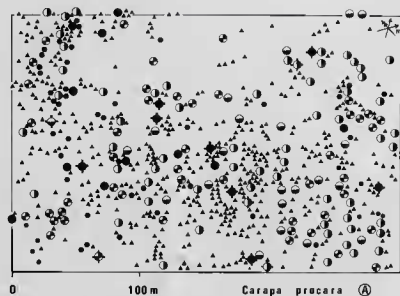
Sur la surface des 6 ha se développent 9 goupis de diamètre $\phi \geq 30$ cm, concentrés sur les hectares IV, V, VI (Fig. 9E); la population totale des quatre hectares étudiés (III à VI) ne comprend que 27 pieds de tous diamètres (plantes incluses) dont 24 concentrés essentiellement sur deux hectares: 13 individus dont 2 plantes de $\phi < 1$ cm en IV, 11 individus dont 6 plantes de $\phi < 1$ cm, 2 jeunes de 2 et 3 cm de diamètre et seulement 3 arbres adultes en VI. L'hectare III ne porte qu'une seule plantule et l'hectare V deux tiges: un jeune de 1 cm de diamètre et un arbre de 80 cm. Les classes de diamètre 4 cm, 5 à 9 cm, 20 cm et 50 cm ne sont pas représentées. Par contre, 5 arbres atteignent 60, 70 et 80 cm (3 sur l'hectare IV, 1 sur V et 1 sur VI).

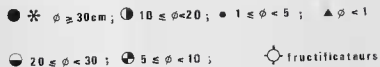
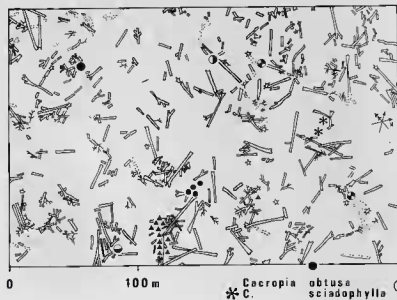
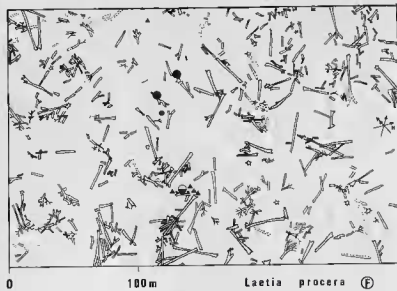
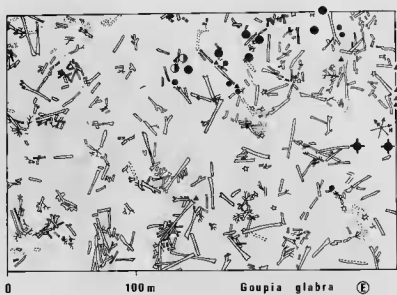
La population actuelle traduit une survie de 78 % des tiges environ entre le stade plantulaire (9 tiges) et la classe de diamètre $1 < \phi < 10$ cm (7 tiges) (absence de toute tige entre 5 et 10 cm), puis de 69 % entre les diamètres inférieurs à 10 cm (16 tiges) et ceux supérieurs à 10 cm (11 tiges). Lorsqu'elle réussit à germer et à s'implanter, cette espèce acquiert donc de fortes chances d'atteindre le niveau de la voûte et de persister en forêt primaire. Les plantules observées sur ces quatre hectares traduisent les exigences biologiques du *Goupia*

TABLEAU VII. — Structure de la population de *Goupia glabra*.

classes diamètre cm	nombre d'arbres par hectare						Total par	
	I	II	III	IV	V	VI	4 ha III → VI	6 ha
< 1	non recensé		1	2	-	6	9	-
1			-	1	1	-	2	-
2			-	2	-	1	3	-
3			-	1	-	1	2	-
4			-	-	-	-	-	-
5-9			-	-	-	-	-	-
Total 1<φ<10	non recensé		-	4	1	2	7	-
10			-	2	-	-	2	-
20			-	-	-	-	-	-
30			-	-	-	1	2	2
40			-	-	1	-	2	2
50			-	-	-	-	-	-
60			-	-	1	-	1	1
70			-	-	1	-	1	1
80			-	-	1	1	3	3
90 et +			-	-	-	-	-	-
Total φ > 30			-	-	5	1	3	9
Total φ > 10			-	7	1	3	11	-
Total tous φ			1	13	2	11	27	-

Fig. 9 – Cartographie de la répartition des tiges de toutes classes de diamètre dans la parcelle de 6 ha.





glabra. Caractéristique des trouées de grande surface ouvertes en forêt guyanaise (soit par coupes, soit par chablis multiples), le goupri germe sur les parties de sol les plus bouleversées et dépourvues d'humus telles que les mottes de terre arrachées lors du déracinement des arbres abattus par la tempête; tel est le cas de la plantule de l'hectare III. Sur les coupes anthropiques comme celle d'ARBOCEL sur la piste de St. Elie (25 ha de coupe papetière), il figure parmi les espèces pionnières dominantes et atteint jusqu'à 7 m de haut en 3-4 ans et 12 m en 6 ans (valeurs maximales). Il requiert un rayonnement solaire direct sur son feuillage dès la germination et tout au long de sa vie. Ses graines exigent pour le moins des températures élevées (EDMISTEN, 1970; QUATERMAN, 1970; VASQUEZ-YANES, 1974). En forêt de l'Arataye, il est donc logique que sa population se concentre en haut des zones pentues les plus abruptes où d'une part la persistance des troncs morts (Fig. 9E et Fig. 3) indique des perturbations antérieures qui ont permis son installation, et d'où d'autre part la dénivellation assure une pénétration lumineuse maximale dans cette «forêt de pente». D'une manière générale, la présence de *Goupia glabra* de fort diamètre en forêt primaire prouve l'existence en ces lieux de grands chablis anciens dont la vitesse de cicatrization, plus lente que la croissance du goupri, a permis à ce dernier de toujours garder sa couronne en pleine lumière (Fig. 5) et d'atteindre des diamètres de 70 et 80 cm dans une forêt reconstituée où les vieux troncs ne sont qu'en partie décomposés comme en limites des hectares V et VI.

TABLEAU VIII. — Structure de la population de *Laetia procera*.

classes diamètre : cm	nombre d'arbres par hectare						Total sur	
	I	II	III	IV	V	VI	4 ha III → VI	6 ha
< 1	non recensé	4	1	—	—	—	5	—
1	—	—	—	1	—	—	1	—
2	—	—	—	—	—	—	—	—
3	—	—	—	—	—	—	—	—
4	—	—	—	—	—	—	—	—
5-9	—	—	—	—	—	—	—	—
Total 1<φ<10	non recensé	—	1	—	—	—	1	—
10	—	—	—	—	—	—	—	—
20	—	—	1	—	—	—	1	—
30	—	—	—	1	—	—	—	—
40	—	—	—	—	—	—	—	—
50	—	—	—	—	—	—	—	—
60	—	—	—	—	—	—	—	—
70	—	—	—	—	—	—	—	—
80 et +	—	—	—	1	—	—	1	1
Total φ > 30	—	—	—	2	—	—	2	2
Total φ > 10	—	—	1	2	—	—	3	—
Total tous φ	—	—	5	4	—	—	9	—

6. — *Laetia procera* (Poep. et Endl.) Eichler, Flacourtiaceae (Fig. 8E, 9F, 10F; Tabl. VIII)

Parmi les *Laetia procera* qui fructifiaient en novembre-décembre 1980 en forêt de l'Arataye, l'un d'eux se trouvait sur les fortes pentes de l'hectare IV (Fig. 9F).

Les fruits de cette espèce (Fig. 8E) mesurent en moyenne 1,4 × 2,3 cm et renferment 5-6 graines (beige clair) bien formées de 0,20 × 0,25 cm. Les mesures ont porté sur 77 fruits et 25 graines. A maturité, le fruit vert clair à jaune pâle s'ouvre en trois valves formant une rosette, beige clair à sa face interne, sur laquelle se dresse

l'endocarpe pulpeux de même teinte contenant les graines. Malgré leur couleur discrète, la grande majorité de ces masses pulpeuses sont consommées sur l'arbre dès l'ouverture des fruits, ou aussitôt après leur chute sur le sol pour une très faible partie. A cause de leur forme et de leur couleur, on serait tenté de qualifier ces fruits de «type chiroptère-oiseau». Sous un fructificateur suivi en zone protégée hors des 6 hectares sur terrain plat, les coques de 934 fruits se sont accumulées sur une surface de 300 m² (correspondant à la projection de la couronne) pendant les quinze jours de pleine fructification et jusqu'à l'épuisement de la production totale. Sur ce total, une vingtaine de fruits seulement ont été projetés au sol par les pluies d'orage avant d'être ouverts; ils contenaient d'ailleurs, dans la majorité des cas, des graines mal formées.

La population de *L. procera* est très réduite (Tabl. VIII); en plus des 2 pieds de $\sigma > 30$ cm inventoriés sur l'ensemble des 6 ha, l'analyse détaillée sur 4 ha a permis de repérer seulement 1 pied de 20 cm de σ et 6 jeunes tiges: 4 d'entre elles, âgées de 12 à 18 mois, sont situées sur l'hectare III à proximité du seul adulte présent sur cette parcelle; comme celles du *Goupia glabra* (Fig. 9E), elles ont poussé dans le creux produit par le déracinement d'un gros arbre du chablis créé en 1979 et à proximité du seul *Laetia procera* adulte présent sur cette parcelle. Sur l'hectare IV, la jeune tige de 1 cm se trouve en contrebas du fructificateur de 1980 et la jeune plantule vers le haut de la pente près des zones de grands chablis (Fig. 3).

La biologie de cette espèce est très comparable à celle du *Goupia glabra* tant sur les hectares de l'Arataye que sur la coupe papetière d'ARBOCEL (piste St-Elie). Sa très faible représentation sur les six hectares laisse supposer des exigences plus fortes au niveau de la germination et de l'implantation, mais aussi au niveau de la survie puisque les stades adultes ne comptent que 3 arbres (σ de 20 à 70 cm) et que les stades juvéniles se résument à 5 tiges de 1 à 2 ans et 1 seule un peu plus âgée, les classes de diamètre de 2 à 20 n'étant absolument pas représentées. La survie totale peut s'évaluer à 20 % des plantules ($\sigma < 1$ cm: 5 tiges) aux jeunes ($\sigma < 10$ cm: 1 tige) et de 50 % depuis les tiges de $\sigma < 10$ cm (6 tiges) jusqu'aux arbres supérieurs à 10 cm (3 individus). On peut aussi envisager des problèmes au niveau de la conservation du pouvoir germinatif des graines pendant le transit dans le tractus digestif et après dispersion. Sur la parcelle ARBOCEL, sur un transect de 920 m² (460 x 2 m) et un total de 1114 tiges de $\sigma > 1$ cm, 94 individus sont des *Goupia glabra* et 53 seulement des *Laetia procera* (MAURY-LECHON, 1982 a, b).

7. — *Cecropia obtusa* Tréc., Moraceae (Fig. 8F, 9G, 10G; Tabl. IX)

Hors des hectares étudiés, les *Cecropia obtusa* fructifiaient en novembre-décembre 1980. Les infrutescences cylindriques (Fig. 8F) de couleur vert glauque contrastent avec celles de *Cecropia sciadophylla* de teinte orangée.

Des comptages réalisés sur des tronçons de 1 cm prélevés sur 8 infrutescences différentes et totalisant 1886 graines (soit 238 par cm) conduisent à penser qu'une infrutescence complexe (formée en moyenne par 4 infrutescences simples cylindriques) pourrait contenir environ 7500 graines de 0,15 x 0,20 cm chacune en moyenne. Comme pour les espèces précédentes, les fructifications sont en majeure partie consommées dans la couronne ou sitôt tombées au sol. La germination est de type phanérocotylaire.

La population totale de *Cecropia obtusa* de diamètre 30 cm ou plus sur les six hectares (Fig. 9G) se résume à 2 arbres, 1 dans le chablis sur pente de l'hectare II et l'autre limitrophe sur l'hectare V (Tabl. IX). Les quatre hectares (III à VI) recensés en détail totalisent 21 individus: 2 forts diamètres (30 et 20 cm) sur les chablis anciens sur forte pente de l'hectare V et I, 2 de la classe de diamètre 5-9 cm, 5 jeunes de 1 à 3 cm de diamètre et 12 plantules de section inférieure à 1 cm sur l'ensemble.

Au niveau des stades juvéniles, 11 plantules sur 12 ($\sigma < 1$ cm) et 4 jeunes sur 5 ($1 < \sigma < 5$ cm) sont rassemblés sur le chablis multiple de 1979 sur l'hectare III, les plantules se situent au niveau du sol dans l'amonoellement central de plusieurs troncs et les jeunes se développent au sommet de l'énorme motte de terre soulevée par les racines du premier arbre abattu dans ce chablis à environ 2 m du sol, en pleine lumière. La quatorzième plantule se trouve dans un chablis voisin formé de grosses branches en 1979 aussi, et le cinquième jeune dans le chablis limitrophe de l'hectare VI contre les plantules de *Goupia glabra*.

La survie peut être estimée à 58 % depuis le stade plantulaire (12 tiges: $\phi < 1$ cm) jusqu'aux jeunes de diamètre $1 < \phi < 10$ cm (7 tiges) et de 11 % depuis les individus de diamètre $\phi < 10$ cm (19 tiges) jusqu'aux arbres de diamètre $\phi > 10$ cm (2 tiges). Des valeurs voisines de 42 % et 40 % caractérisent respectivement la persistance des stades juvéniles de moins de 1 cm à 1-4 cm puis de 5 à 9 cm. Le transect d'ARBOCEL contenait 197 plantules de cette espèce contre les 94 de goupî et les 53 de *Laetia procera*. Ces chiffres résument les aptitudes comparées de ces trois espèces qui se retrouvent intactes dans cette forêt primaire de l'Arataye (Fig. 9E-F-G).

TABLEAU IX. — Structure de la population de *Cecropia obtusa*.

classes diamètre : cm	nombre d'arbres par hectare						Total sur				
	I	II	III	IV	V	VI	4 ha III → VI	6 ha			
< 1	non recensé						12	—			
1			2	—	—	—	2	—			
2			1	—	—	1	2	—			
3			1	—	—	—	1	—			
4			—	—	—	—	—	—			
5-9			—	1	1	—	2	—			
Total 1<φ<10	non recensé						4	1	1	1	7
10		1 non	—	1	—	—	1	—			
20		1 recensé	—	—	—	—	—	—			
30		—	—	—	1	—	1	—			
40 et +		—	—	—	—	—	—	2			
Total φ > 30		—	1	—	—	1	—	2			
Total φ > 10			—	1	1	—	—	2			
Total tous φ			16	2	2	1	—	21			

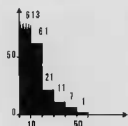
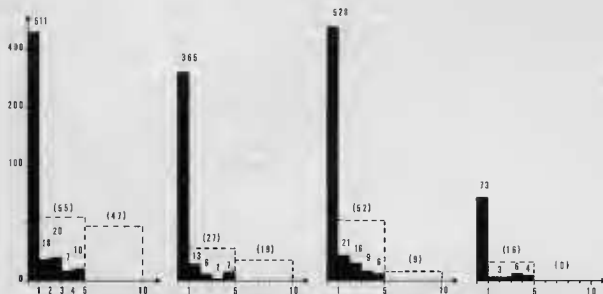
IV. — DISCUSSION

L'étude comparative de la structure du peuplement des sept espèces (Fig. 10) illustre différents aspects de la dynamique forestière dans les formations primaires de Guyane française situées hors de toute intervention humaine et dans une zone peu perturbée de haute futaie. Deux groupes principaux apparaissent : d'une part les espèces typiques de la forêt primaire en équilibre (*Carapa procera*, *Virola melinonii*) et d'autre part des espèces de cicatrisation (= « pioneer-species » des Anglo-Saxons) : *Goupia glabra*, *Laetia procera* et *Cecropia obtusa*, dont la présence est liée à des bouleversements importants dans la voûte et dans le sol (chablis multiples avec déracinements). En forêt primaire de l'Arataye, leur présence apparaît comme accidentelle, tandis qu'elle caractérise la végétation de grandes coupes anthropiques comme celle d'ARBOCEL¹⁴ (25 ha, forêt de la piste de St-Elie)¹⁴ (MAURY-LECHON, 1982 a, b).

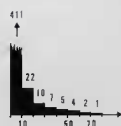
Les deux espèces d'*Inga* présentées, que l'on ne trouve pas dans la végétation secondaire, sont liées au complexe floristique de la forêt primaire. La structure observée pour leurs populations illustre un mode d'implantation en forêt conforme à la stratégie « forêt-forêt » décrite par ALEXANDRE (1980) pour un arbre ivorien, le *Turraeanthus africana*; ce sont les « gap-species » des Anglo-Saxons. Après la germination sciaphile, les plants s'établissent en sous-bois et sont capables d'y survivre, avec une croissance faible ou nulle, tant que les conditions d'éclairement sont insuffisantes. Les observations déjà effectuées sur les différents *Inga* forestiers (PONCY, 1981) semblent montrer qu'ils présentent un gradient d'intermédiaires entre les essences d'ombre capables de se développer sous le couvert forestier et les essences héliophiles qui ne supportent pas

¹⁴ En effet, l'étude du recré sur un transect de 420 m dans cette zone montre que les tiges de ces 3 espèces représentent 31 % de l'effectif.

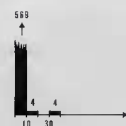
Fig. 10 — Répartitions comparatives par classes de diamètre des populations de 7 espèces arborescentes, étudiées sur 4 ha.



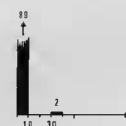
A *Carapa procera*



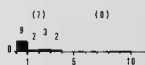
B *Virola melinonii*



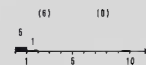
C *Inga huberi*



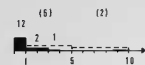
D *Inga rubiginosa*



E *Goupia glabra*



F *Laetia procera*



G *Cecropia obtusa*

nombre d'arbres
classes de diamètre cm

d'être surcimées. *I. huberi* et *I. rubiginosa* sont deux exemples de ce gradient. La première, relativement tolérante à l'ombrage, semble posséder une stratégie voisine de celle de *Carapa procera* et de *Virola melinonii* qui correspondent aux «shade-tolerant species» de HARTSHORN (1980). L'autre, dont l'effectif dans les classes de diamètres supérieurs à 1 cm est faible ou nul, est beaucoup plus exigeante vis-à-vis de la lumière et semble ne pouvoir se développer qu'à la faveur de larges trouées, où l'on rencontre des pieds vigoureux.

Le groupe des espèces de forêt équilibrée qui «tolèrent l'obscurité» produit de gros fruits et de grosses graines (4 à 1,5 cm) remplies de réserves, par opposition au groupe des espèces pionnières dont les fruits, moyens à petits, renferment des graines minuscules (0,2 cm). La taille des fruits et des graines, leur aspect et leur couleur constituent les critères de sélection pour les prédateurs.

Chez les deux espèces de forêt primaire, les vertèbrés prélèvent en général seulement les semences: les Rongeurs terrestres s'attaquent à celles de *Carapa procera* dont le fruit indéhiscant s'ouvre au moment de sa chute, alors que les vertèbrés de la voûte (mammifères et oiseaux) consomment les graines encore en place dans les fruits, qui sont soit déhiscents et s'ouvrent avant l'abscission (*Virola melinonii*), soit indéhiscents comme ceux d'*Inga*: dans ce cas, ce sont les prédateurs qui, attirés par la pulpe de la graine, libèrent celle-ci et la disséminent. Chez les espèces pionnières, la prédation porte sur le fruit entier (baie du goupil) ou la majeure partie de celle-ci (portions d'infertescence de *Cecropia* ou mésocarpe pulpeux du *Laetia procera*): les parties prélevées contiennent alors de grandes quantités de graines. Ces diaspores sont surtout consommées par des oiseaux et primates de petites tailles (*Goupil*) ou des oiseaux et des chiroptères (*Cecropia*, *Laetia*).

La distinction entre espèces de forêt primaire et espèces de cicatrisation repose entièrement sur les possibilités de germination des graines, puis d'implantation et de survie des plantules dans les diverses zones de la forêt. Ces phases de vie dépendent du type biologique des semences et des plantules, lui-même lié étroitement à la morphologie de l'embryon mûr. C'est ainsi que la connaissance morphologique de ce dernier dans la graine mûre permet déjà de prévoir le type plantulaire et par conséquent aussi le type biologique de l'espèce.

Carapa procera (Fig. 8A) et *Virola melinonii* (Fig. 8B) germent selon le mode cryptocotylaire. Restant ainsi à l'abri des téguments séminaux indurés, les cotylédons ne se déshydratent pas et la jeune plantule peut résister à un manque d'humidité temporaire. Leurs réserves étant abondantes, la très jeune plante n'est pas dépendante du milieu en ce qui concerne la lumière et les éléments nutritifs. Ce type de graines produit des

TABLEAU X. — Caractéristiques quantitatives des plantules.

espèce	hauteur tige cm	Ø collet cm	nombre à nœuds	nombre rameaux axillaires	âge
<i>Carapa procera</i>	50	0,8	5 (3-2)	0	12-18 mois
<i>Virola melinonii</i>	16	0,5	2 (1)	0	5 jours
<i>Inga huberi</i>	31	0,8	5 (6)	0	12 mois
<i>Goupil glabra</i>	12	1	1	0	7 jours
<i>Laetia procera</i>	50		8-12	0-1	12 mois
<i>Cecropia obtusifolia</i>	26	0,15	9 (4)	5	12-18 mois
<i>Cecropia obtusifolia</i>				(ter:5e nœud)	
<i>Laetia procera</i>	62	0,70	13	1	12-18 mois
<i>Cecropia obtusifolia</i>				(11ème nœud)	
<i>Cecropia obtusifolia</i>	200 à 450	0,8 à 3,1	> 20	0	12-18 mois
<i>Inga huberi</i>	11	0,18	4 (5)	0	inconnu
<i>Virola melinonii</i>	32	0,45	15 (4)	0	inconnu

* : nombre feuilles présentes entre parenthèses, * : écaillés

plantules vigoureuses à tige haute, de «type forestier», qui en une ou deux semaines portent le bourgeon apical et les ébauches foliaires très au-dessus du niveau du sol vers 30 et 20 cm (Fig. 8A-B) pour les deux taxons étudiés (Tabl. X). Les espèces de ce type forment souvent de manière simultanée les deux à trois premiers nœuds épicotyles (*C. procera*) et les ébauches des feuilles correspondantes (un décalage plus net existe entre le premier et le deuxième nœud chez *V. melinonii*). Sans discontinuité, la tige s'allonge jusqu'à attendre la taille définitive du premier entrenœud, puis avec un ralentissement dans la croissance verticale, la plantule allonge les nœuds préformés et déploie les limbes foliaires correspondants (3-5 feuilles chez *Carapa procera* 1-3 chez *V. melinonii*; Fig. 8A-B). Il semble bien que jusqu'à ce stade la morphogenèse plantulaire dépende totalement des réserves énergétiques de l'embryon, le milieu extérieur n'intervenant qu'au niveau de la nature du substrat permettant l'ancrage du système racinaire. La plantule entre alors dans une phase de vie ralentie si elle est implantée en milieu obscur. En zone dégagée bien éclairée, sa croissance ne marquera pratiquement pas d'arrêt. Pendant la période de «latence», qui compense l'absence de dormance des graines (celle-ci caractérise plutôt les espèces pionnières : JULIANO, 1940; KEAY, 1960; LEBRON, 1977; VASQUEZ-YANES, 1976), la plantule utilise encore les réserves séminales restantes: les surfaces chlorophylliennes de ses feuilles primordiales n'entrent vraiment en activité que lorsqu'une des taches lumineuses (voûte peu dense, petite trouée de chablis) stimule la photosynthèse et active la croissance.

Sur une zone étudiée, le passage du stade plantulaire ($\varnothing < 1$ cm) au stade juvénile avec diamètre de 1 cm correspond à une «survie» de 3,5 % des tiges pour les deux espèces (Tabl. IV et V).

La germination semi-hypogée des *Inga* est de type intermédiaire entre celui de *Carapa* et de *Virola* et celui des espèces pionnières (*Goupia*, *Laetia*, *Cecropia*: voir ci-dessous). Comme chez *Virola* et *Carapa*, les cotylédons charnus constituent des réserves pour la plantule, mais, d'une part ils sont exposés dès le début de la germination, d'autre part ils persistent assez peu de temps (environ deux mois), se détachant lorsque la plantule a émis 3 à 6 feuilles. La survie en sous-bois pendant la phase de latence dépend donc entièrement de leur appareil foliaire: longévité, résistance aux parasites et aux prédateurs. D'autre part, les premières observations (PONCY, 1981) sur la croissance des *Inga* en forêt montrent que l'axe épicotyle (ou ses réitérations traumatiques) reste orthotrope et monocaule tant qu'il ne dispose pas d'un éclaircissement suffisant pour développer les rameaux plagiotropes du modèle de TROLL (HALLE et OLDEMAN, 1970) auquel se conforment les espèces du genre. Il semble donc que l'adaptation des *Inga* à la survie en sous-bois soit liée à la souplesse de leur architecture et à leur aptitude à prolonger la phase initiale de croissance orthotrope de la plantule, avec une croissance faible ou nulle, à un niveau d'énergie très bas. Ce dernier aspect étant commun à la plupart des plantules forestières sciaphiles.

Les germinations phanérocotylaires (cotylédons libres, non protégés) de *Goupia glabra*, *Laetia procera* et *Cecropia obtusa* (Fig. 8D-E-F) forment des plantules d'aspect fragile (petites dimensions, tissus minces et souples, entre-nœuds courts) de «type pionnier» (BUDOWSKI, 1963; WHITMORE, 1975, 1982) ou de type «grand chablis». Aussitôt dégagées de leurs téguments, ces très jeunes plantules deviennent totalement tributaires de leurs chloroplastes. L'édification des feuilles primordiales repose sur l'activité photosynthétique des cotylédons foliacés, verts et minces. Cela explique la nécessité absolue d'un éclaircissement intense («shad-intolerant species»). Etant donné la discrétion de ces plantules (graines de 0,2 cm), il ne serait pas impossible que des germinations plus nombreuses passent inaperçues parce qu'ayant germé dans des emplacements défavorables où ces éléments juvéniles dépérissent aussitôt.

Dès la germination et sans période de repos, la plantule édifie à un rythme accéléré de nombreux nœuds et entre-nœuds très courts. Les dimensions des feuilles et entre-nœuds augmentent avec l'âge. Dès la première année, les méristèmes axillaires développent des ramifications feuillées. La phyllotaxie spiralee de l'axe plantulaire devient distique sur les rameaux. Une grande surface chlorophyllienne est ainsi développée. La plantule de *Goupia glabra* (Fig. 8E) illustre le mieux ce type biologique. Très vite, elle constitue un arbre miniature aux feuilles pubescentes et souples, par opposition aux feuilles glabres et rigides des adultes (Tabl. X).

Cecropia obtusa, bien que proche de ce type dans les premières semaines (Fig. 8F) décuple très vite ses dimensions au cours des premiers mois (Tabl. X). Sur ARBOCEL (piste de St-Elie), six mois après coupe et passage de deux feux, les plus grandes de ces plantules atteignent 2 m (MAURY-LECHON *et al.*, 1985) et sur la motte racinaire de l'hectare III (Arataye) 4,5 m en 18 mois. Outre la forte pubescence des tiges et feuilles, ces dernières ont une texture particulièrement rigide. La plantule de *Laetia procera* (Fig. 8E) s'écarte de l'aspect fortement pionnier des deux espèces précédentes, confirmant ainsi sa morphologie légèrement plus forestière, à savoir axe plantulaire plus robuste (Tabl. X) portant des feuilles vert sombre brillant et rigides se ramifiant plus tardivement (12^e nœud ici) et de croissance proche de celle de *Carapa procera* (à 12-18 mois d'âge, *Carapa procera* mesure 50 cm et *Laetia procera* 62 cm contre 26 cm pour *Goupia glabra* et 450 cm pour *Cecropia obtusa*: Tabl. X).

V.— CONCLUSION

La mise au point des travaux entrepris sur le site de l'Arataye permet déjà une description générale de la physionomie et de la floristique, qui sera affinée ultérieurement. Les premières comparaisons avec d'autres sites connus indiquent des différences floristiques et structurales qui pourraient être dues en partie à l'impact de l'activité humaine (chasse, exploitation forestière) dans une forêt de la zone côtière comme celle de la piste de St-Elie (Atlas, 1979).

L'étude ponctuelle de 7 espèces illustre trois types fondamentaux du fonctionnement de cette forêt primaire naturelle: la dynamique de type forestier avec *Carapa procera* et *Virola melanoni*, la dynamique de type chablis forestier avec *Inga huberi* et *I. rubiginosa* et la dynamique de type pionnier (grandes ouvertures de la voûte) avec *Goupia glabra*, *Laetia procera* et *Cecropia obtusa*. Ces stratégies confirment celles déjà décrites par ALEXANDRE (1977), GOMEZ-POMPA *et al.* (1976), HARTSHORN (1978, 1980), LEBRON (1980) et WHITMORE (1975, 1982).

Mise en parallèle avec l'étude de la coupe papetière ARBOCEL sur la piste de St-Elie, cette analyse met en relief les nuances biologiques existant entre les trois espèces pionnières. La comparaison des espèces d'un même type conduit aussi à mettre en évidence les complémentarités existant dans les taxons forestiers (*Carapa procera* et *Virola melanoni*) et dans les taxons de chablis (*Inga huberi* et *I. rubiginosa*). De ces nuances vis-à-vis des ouvertures de la voûte (DENSLOW, 1980; WHITMORE, 1982) et de la topographie (ASHTON, 1964) par exemple, résulterait en partie la richesse spécifique des forêts tropicales par ailleurs dépendante d'autres facteurs tels que son passé historique (FEDEROV, 1966; ASHTON, 1967, 1977) et les variations climatiques du Pléistocène (FLENLEY, 1979; PRANCE, 1981). L'abondance des Méliacées en forêt d'Uganda est interprétée par EGGLING (1947) comme un stade forestier de richesse spécifique inférieure à celle de la formation climax caractérisée par la présence de *Cynometra alexandri* qui se régénère bien. Des restes (rares) de poteries amérindiennes ayant été trouvés sur l'hectare I, on peut se demander s'il n'en serait pas de même pour certaines parties de la forêt de l'Arataye bien qu'il n'y ait plus eu de peuplements humains dans cette zone depuis la fin du XVIII^e siècle (excepté quelques orpailleurs de la Compagnie de l'Approquague de 1840 à environ 1900).

D'une manière générale, les types morphologiques des fruits, des graines (des embryons mûrs surtout) et des plantules traduisent les comportements biologiques des espèces en soulignant à la fois l'existence des trois types dynamiques principaux et l'aspect complémentaire des différentes espèces entre elles dans un même groupe ou d'un groupe à l'autre.

Nos analyses spécifiques sont une première étape vers une étude globale de la dynamique de la forêt du secteur Arataye qui sera poursuivie sur la parcelle des six hectares et qui comprendra le suivi de l'évolution démographique des sept espèces présentées ici et d'autres espèces.

La création sur les six hectares des deux grands chablis multiples de 1979 (hectare III) et 1980 (hectare I) vient appuyer les observations de LEIGH (1975) et HARTSHORN (1978) quant à la fréquence occasionnelle, mais peut-être annuelle, de ces grandes ouvertures naturelles de la voûte sur de grandes surfaces forestières.

BIBLIOGRAPHIE

- ALEXANDRE (D. Y.), 1977. — Régénération naturelle d'un arbre caractéristique de la forêt équatoriale de Côte d'Ivoire: *Tourraeanthus africana* Pellegr. *Oecologia plantarum*, 12(3): 241-262.
- 1980. — Aspects de la régénération naturelle en Côte d'Ivoire. Document polycopié, 7 p.
- ASHTON (P. S.), 1964. — Ecological studies in the mixed dipterocarp forests of Brunei State. *Ox. For. Mem.* 25.
- 1969. — Speciation among tropical rain forest trees: Some deductions in the light of recent evidence. *Biol. J. Linn. Soc.* 1: 155-196.
- 1977. — A contribution of rain forest research to evolutionary theory. *Ann. Mo. bot. gdn.* 64: 694-705.
- Atlas des départements d'outre-mer. 4. La Guyane. Ed. CEGET/CNRS & ORSTOM, 1979, 36 cartes.
- CHARLES-DOMINIQUE (P.), ATRAMENTOWICZ (M.), CHARLES DOMINIQUE (M.), GÉRARD (H.), HLADIK (A.), HLADIK (C. M.) et PRÉVOST (M. F.), 1981. — Les Mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: inter-relations plantes-animaux. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 35: 341-435.
- DENSLow (J. S.), 1980. — Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica*, 12, Suppl. «Tropical Succession»: 47-55.
- EDMISTEN (J.), 1970a. — Studies of *Phytolacca isosandra*. In ODUM (H. T.) and R. F. PIGEON (eds.), *A Tropical Rain Forest. Ch. D-7*. U.S. Atomic Energy Commission. Oak Ridge, Tennessee.
- EGGELING (W. J.), 1947. — Observations on the ecology of Budango rainforest, Uganda. *J. Ecol.*, 34: 20-87.
- FEDEROV (A. A.), 1966. — The structure of the tropical rainforest and speciation in the humid tropics. *J. Ecol.*, 54: 1-11.
- FLENLEY (J. R.), 1979. — *The Equatorial Rain Forest: a Geological History*. Butterworth, London.
- HALLÉ (F.) et OLDEMAN (R. A. A.), 1970. — Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. *Monogr. Bot. & Biol. Végét.*, 6, 178 p., Masson, Paris.
- HARTSHORN (G. S.), 1978. — Tree falls and tropical forest dynamics. In P. B. TOMLINSON and M. H. ZIMMERMANN (eds.), *Tropical Trees as Living Systems*. Cambridge Univ. Press, London, pp. 617-638.
- 1980. — Neotropical Forest Dynamics. *Biotropica* 12, Suppl. «Tropical Succession»: 23-30.
- HOWE (H. F.) et VAN DE KERCKOVE (G. A.), 1980. — Nutmeg dispersal by tropical birds. *Science*, 210: 925-927.
- HOWE (H. F.), 1981. — Removal of wild nutmeg (*Virola surinamensis*) crops by birds. *Ecology*, 62(4): 1093-1106.
- LEBRON (M. L.), 1977. — An autoecological study of *Palicourea riparia* Benth.: an ecologically important species in the recovery of a disturbed tropical rain forest in Puerto Rico. Ph. D. Dissertation, Botany Dept. University of North Carolina, Chapel Hill.
- LEIGH (E. G., Jr.), 1975. — Structure and Climate in tropical rain forest. *A. Rev. Ecol. and Syst.*, 6: 67-86.
- LESCURE (J. P.), 1978. — An architectural study of the vegetation's regeneration in French Guiana. *Vegetatio*, 37(1): 53-60.
- 1981. — La végétation et la flore dans la région de la piste de St-Elie. *Bulletin de Liaison «ECEREX»*, 3: 4-24, Cayenne.
- MAURY (G.), 1979. — Plantules et régénération forestière en Guyane française: premières constatations sur une coupe à blanc de 25 ha. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 126(3): 165-171.
- MAURY-LECHON (G.), 1982a. — Régénération forestière sur 25 ha de coupe papetière en forêt dense humide de Guyane française. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 294 (III): 975-978.
- 1982b. — Régénération forestière en Guyane française: recré sur 25 ha de coupe papetière en forêt dense humide (ARBOCEL). *B. F. T.* 197: 3-21.
- MAURY-LECHON (G.), BETSCH (J. M.) et BETSCH-PINOT (M. C.), 1985. — Dynamiques comparées de la végétation et de la pédofaune dans un recré en zone forestière tropicale. (ce volume)

- NG (F. S. P.), 1978. — Strategies of establishment in Malayan forest trees. In P. B. TOMLINSON and M. H. ZIMMERMANN (eds.), *Tropical as Living Systems*, Cambridge Univ. Press, Chap. 5: 129-162.
- OLDEMAN (R. A. A.), 1974. — Ecotopes des arbres et gradients écologiques verticaux en forêt guyanaise. *La Terre et La Vie*, 28: 487-162.
- PONCY (O.), 1981. — Le genre *Inga* (Légumineuses, Mimosoïdeae) en Guyane française: Floristique; morphologie, principalement des formes juvéniles; écologie. Thèse 3^e cycle, Univ. Paris VI, mai 1981, 248 p.
- 1984. — Graines, germinations et plantules dans le genre *Inga* (Légumineuses, Mimosoïdeae): étude morphologique chez quelques espèces de Guyane française. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 120: 35-42.
- POORE (M. E. D.), 1968. — Studies in Malaysian rainforest. I. The forest on triassic sediments in Jengks Forest Reserve. *J. Ecol.*, 56: 143-196.
- PRANCE G. T., RODRIGUES (W. A.) et DE SILVA (M. F.), 1976. — Inventario florestal de un hectare de mata de terra firme km 30 da estrada Manaus-Itacoatiara. *Acta Amazonica*, 6: 9-35.
- 1981. — Biological Diversification in the Tropics. Columbia Univ. Press, New York.
- PUIG (H.), 1979. — Production de litière en forêt guyanaise: résultats préliminaires. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 115(3-4): 338-346.
- QUATERMAN (E.), 1970. — Germination of seeds of certain tropical species. In H. T. ODUM and R. F. PIGEON (eds.), *A Tropical Rain Forest*, Ch. D-5. U.S. Atomic Energy Commission, Oak Ridge, Tennessee.
- ROLLET (B.), 1974. — L'architecture des forêts denses humides sempervirentes de plaine. *Mém. C.T.F.T.*, 298 p., Nogent-sur-Marne.
- VASQUEZ-YANES (C.), 1976. — Estudios sobre la ecofisiología de la germinación en una zona calido-humeda de México. In A. GOMEZ-POMPA, C. VASQUEZ-YANES, S. DEL AMO and A. BUTANDA (eds.), *Investigaciones Sobre la Regeneracion de Selvas Atlas en Vera-Cruz, México*, Ch. 10. Cia. Continental Editorial, Mexico.
- VIEILLESCHAZES (A.), 1979. — Production de litière en forêt guyanaise. DEA, Univ. P. Sabatier, Toulouse, 37 p.
- WHITMORE (T. C.), 1975. — *Tropical Rain Forest of the Far East*. Clarendon Press, Oxford, 282 p.
- 1982. — On Pattern and Process in Forests. In E. I. NEWMAN (ed.), *The Plant Community as a Working Mechanism*: 45-59.